ПЕСТИЦИДЫ КАК ФАКТОР ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Поскольку пестициды в настоящее время являются новыми постоянными компонентами окружающей среды, возникает вопрос: могут ли они играть роль фактора естественного отбора?

По этому поводу имеются только отдельные высказывания некоторых исследователей, причем мнения их часто противоположны. Ряд авторов считает, что к химическим веществам, искусственно внесенным человеком в природную среду, животные в ходе эволюции еще не могливыработать каких-либо приспособлений защитного характера и что в первую очередь это касается зверей и птиц, так как у теплокровных не возникают формы, резистентные к пестицидам. В частности, Э. Н. Голованова (1970) не обнаружила у голубей устойчивых форм к глифтору. Джилл и Верст (Gill, Verst, 1970) взяли две группы фазанов в штате Орегон: первую с участка, где в течение 8 лет применяли ДДТ, вторую с необрабатываемых площадей. Опыт проводили с птенцами отловленных фазанов. Летальная доза для птенцов первой группы оказалась ниже на 12—19%, чем для таковых второй группы. Авторы считают, что это различие невозможно объяснить влиянием естественного отбора на фазанов, ибо в таком случае зависимость должна бы быть обратной. Джонсон (1975, с. 166), отмечая, что при действии пестицидов популяции могут выживать только выработав к ним генетическую устойчивость, пишет: «... не имеется никаких определенных примеров генетической устойчивости птиц к загрязнителям...»,

Безусловно, основой для появления новых признаков являются изменения генетического порядка, но наши знания в области генетических последствий пестицидов еще не достаточны. Тем не менее, действия химических мутагенов, в частности ДДТ, ГХЦГ, бутилового эфира 2,4-Д и других, на хромосомный аппарат не только насекомых, но и теплокровных уже доказано многими исследователями. Изучая влияние хлорида метилртути на размножение крякв, Форд и Принс (цит. по Джонсону, 1975) обнаружили широкий диапазон генетической изменчивости среди отдельных особей этого вида.

Приспосабливаясь к новым факторам внешней среды, организмы вырабатывают новые механизмы защиты, становящиеся наследственными признаками. Появляются устойчивые к пестицидам группы. ВанТиль (1975, с. 91) пишет, что устойчивость у насекомых обуславливается «...сменой популяций в результате перехода от чувствительного штамма насекомых к устойчивому штамму того же вида вследствие отбора, вызванного воздействием пестицидов».

О наличии резистентных форм среди различных беспозвоночных (известно около 250 видов насекомых и клещей, устойчивых к пестицидам в природных условиях) свидетельствуют многие литературные данные как отечественных, так и зарубежных авторов, и только отдельные статьи посвящены позвоночным. Поскольку они, в частности теплокровные, являются объектами наших исследований, мы уделим им особое внимание.

Нужно ли доказывать, что процесс естественного отбора не может касаться только беспозвоночных. Есть данные об устойчивости к некоторым хлорорганическим инсектицидам пойкилотермных позвоночных: рыб (гамбузии), амфибий (древесные лягушки). В частности, Бойд и Фергусон (Boyd, Ferguson, 1964) утверждают, что гамбузии из водое-

мов, ранее обрабатываемых ДДТ, токсафеном, дильдрином, гептахлором и другими пестицидами, оказались более резистентными, чем взятые из необработанных водоемов. Фергусон (Ferguson, 1963) провел интересные наблюдения за древесными лягушками в дельте Миссисипи, где посевы хлопчатника интенсивно обрабатывались ядохимикатами в течение 20 лет. Собранные здесь древесные лягушки выдерживали такие концентрации ДДТ, которые вызывали 100%-ную гибель особей того же вида с территории, неотравленной ядами. Все это свидетельствует о том, что и у некоторых холоднокровных позвоночных возникли устойчивые к пестицидам формы.

Очень немного исследований проведено по выявлению резистентных форм теплокровных животных. В большинстве случаев они касаются грызунов. В этом плане интересно привести работы некоторых авторов. Так, Уэбб и Хорсфэлл (Webb, Horsfall, 1967) изучали чувствительность к эндрину сосновой полевки. Животные были отловлены в садах, где в течение 11 лет применялся этот препарат (І группа) и на необрабатываемых участках (II группа). Оказалось, что полевки I группы в 12 раз более устойчивы к эндрину, чем II. Авторы склонны предполагать генетическую природу резистентности, хотя считают возможным наличие каких-то ферментативных механизмов, способствующих развитию устойчивости организма к этому яду. Озберн и Моррисон (Ozburn, Morrison, 1962) ставили опыт с лабораторными мышами. Взята группа мышей, выживших после обработки ДДТ, и контрольная. Для самцов в четвертой генерации $\Pi Д_{50}$ было выше 500 мг/кг, а для самок в девятом поколении — 905—983 мг/кг. Для контрольных мышей эти цифры были меньшими. По данным Джексона и Каукейнена (Jackson, Kaukeinen, 1972), в США обнаружены устойчивые к варфарину популяции серых крыс. Резистентные зверьки из сельской местности Северной Каролины в течение 6 дней получали корм с варфарином и остались живы, в то время как животные из Огайо и Кливленда — погибли. Устойчивые к этому веществу популяции серых крыс обнаружены в ФРГ, черных крыс в Англии, мышей в районе Сан-Франциско (Brooks, Bowerman, 1974), бенгальских крыс в Индии (Renapurkar, 1973).

Некоторые работы в этом плане опубликованы отечественными исследователями. В. Г. Левин и П. С. Давыдова (1973) сообщают, что в их опытах обыкновенные полевки, получившие сублетальную дозу ратиндана, в дальнейшем становились более устойчивыми к нему. Д. А. Каменев (1980) предполагает наличие резистентности и отбора у желтогорлой и домовой мышей в результате действия на них гептахлора и симазина, хотя не исключает видовую специфику в этом явлении.

Проведенные нами опыты по влиянию метилнитрофоса на кроликов показали, что потомство, полученное от подопытных зверьков, более устойчиво к этому препарату, чем таковое от контрольных. У подопытных и контрольных кроликов в один день родились крольчата, и их через 45 дней взяли в опыт с метилнитрофосом. Несмотря на то, что первые за это время значительно отставали в росте и развитии (средний вес составлял 582 г, контрольных — 830 г), они погибали только после увеличенных доз (по сравнению с производственными) этого препарата и в опыте были около 7 дней. Крольчата от контрольных родителей погибали в первые 2—3 дня опыта, причем от доз, применяемых в практике.

В наименьшей степени изучен вопрос о возникновении резистентных форм у птиц. Только некоторые исследователи высказывают предположение о возможности возникновения у них устойчивых к ядам групп. Так, Ратклифф (Ratcliffe, 1965), изучая популяцию сапсанов в Великобритании, установил, что некоторая стабилизация численности этих птиц обусловлена менее интенсивным применением наиболее токсичных ядов. Он предполагает, что это явление может также свидетельствовать

о начавшемся в популяции сапсанов процессе повышения сопротивляемости организма воздействию ядохимикатов. Далгрен и Линдер (Dahlgren, Linder, 1974) проводили опыты с фазанами, изучая действие на них дильдрина в трех поколениях. Авторы установили, что выживаемость птенцов от получавших дильдрин самок была пониженной, но в последующих поколениях уже не отличалась от контрольной.

Из изложенного выше видно, что резистентные к пестицидам формы возникают не только у членистоногих, но и позвоночных. Это вполне закономерно, так как на появившийся новый фактор среды должны в той или иной степени реагировать все животные. Пестициды, видимо, могут активизировать общую защитную систему организма, сделать его в итоге резистентным, вызвать генетические изменения. В. П. Дербенева-Ухова и др. (1952) проследили, например, что у комнатной мухи устойчивость к ДДТ и ГХЦГ сохранялась в течение 30—35 поколений, у цитрусовой щитовки — до 150 поколений.

Таким образом, пестициды являются фактором естественного отбора, однако этот процесс у теплокровных проходит гораздо медленнее, чем у беспозвоночных животных. Поэтому звери и птицы «не успевают» за ними, и для их сохранения следует искать другие пути, а не ожидать

возникновения резистентных форм.

Чем же определяется скорость естественного отбора в данном случае? Известно, что виды с небольшой продолжительностью жизни и высокими темпами размножения (это обычно мелкие организмы, например насекомые, клещи и др.) более чувствительны к факторам среды и быстрее к ним приспосабливаются. Мы уже сообщали (Федоренко, 1975), что теплокровные слабее реагируют на пестициды, нежели другие группы животных; на их организмы в меньшей мере сказывается отрицательное действие яда и летальные дозы для этих животных , обычно значительно выше, чем, например, для насекомых, т. е. теплокровные лучше «защищены» от воздействия пестицидов. Поэтому одной, из причин, способствующих сравнительно быстрому образованию устойчивых форм у беспозвоночных, является большая чувствительность \ к ядам этих организмов по сравнению с теплокровными, обладающими ч лучшими механизмами защиты. Популяции насекомых «вынуждены» быстро приспосабливаться к новым факторам среды, чтобы обеспечить свое существование, и отбор у них как форма защиты идет более быстрыми темпами.

Второй причиной следует считать скорость смены поколений. У членистоногих и других беспозвоночных процесс развития устойчивости происходит тем интенсивнее, чем больше генераций в течение

сезона имеет данная популяция и вид в целом.

В этом плане интересны данные К. В. Новожилова (1975). Он указывает, что на 3—6-й год после начала применения хлор- и фосфорорганических акарицидов появляются устойчивые формы у паутинных клещей (Tetranichus telarius, T. vinensis, Panonychus citri). Автор считает, что этому способствует большое число поколений (12—22 в течение вегетационного периода) у этих видов. Формирование устойчивых форм у тлей (Aphis gossypii, Myzodes persicae, Acyrthosiphon gossypii) наблюдается через 7—10 лет после применения пестицидов. В меньшей мере и на более длительный срок увеличивается возникновение резистентных форм у тех видов, которые имеют одно или два поколения в течение сезона. Так, по его данным, только через 10—12 лет сформировались устойчивые формы яблоневой плодожорки (Laspeyresia pomonella) к ДДТ; через 12—15 лет начали появляться резистентные формы колорадского жука (Leptinotarsa decemlineata), свекловичного долгоносика (Bothynoderes punctiventris), фитономуса (Phytonomus variobibis) и некоторых других видов к хлорорганическим инсектицидам.

За период интенсивного применения пестицидов (30—35 лет) количество генераций у многих видов насекомых можно исчислять сотнями,

в то время как у ряда теплокровных их было только 30—35, а у некоторых и того меньше. Поэтому у последних, по-видимому, проявляются только начальные этапы отбора, которые не легко заметить. Однако некоторые виды теплокровных (например, мышевидные грызуны) за указанные десятилетия также дали уже немало поколений. Не потому ли мы встречаем в литературе сведения о появлении резистентных форм именно у этой группы теплокровных, а не у копытных, хищных млекопитающих или птиц?

Возникновение устойчивых форм начинает свой путь от особей, выживших при контакте с препаратом. Здесь большую роль играет индивидуальная чувствительность, которая ведет к дифференцированному выживанию особей, и популяция по отношению к пестицидам становится неоднородной, что способствует отбору. По этому поводу А. Л. Зеликман пишет: «Гетерогенность популяции обеспечивает постоянное наличие материала для действия естественного отбора» (Берман и др., 1967, с. 114). С. С. Шварц (1969, с. 24) отмечает, что жизнеспособность и экологическая пластичность популяции будет тем выше, чем больше ее генетическая разнородность и «...тем быстрее и полнее она преобразуется под влиянием изменений среды и соответственного изменения направления отбора».

При обработках не погибает вся популяция вредителей, и остаются наиболее устойчивые особи, так как природные популяции насекомых никогда не бывают одинаковыми в генетическом плане. При одинаковом внешнем виде (фенотип) они могут иметь различные мутантные гены и хромосомные изменения, и поскольку в популяциях существуют подобные генетические различия, влияющие на степень устойчивости к интектицидам, то отбор в них приводит к созданию устойчивых рас (Рашев, Михайлов, 1972).

В наших опытах, если животным давали отравленный корм, они или выживали, или же погибали вскоре один за другим (фазаны и куропатки в опыте с полихлорпиненом, куропатки — с тиофосом, бутиловым эфиром 2,4-Д и др.). Однако иногда какая-либо особь выживала, и летальный исход наблюдался только при значительном увеличении доз этого яда.

Во время наших экспериментов были случаи, когда отдельные особи не погибали, несмотря на большое количество яда в организме. Так, у одного зайца-русака (вида очень чувствительного к пестицидам) накопилось 410 мг/кг ДДТ, в то время как все другие особи погибали при наличии в их органах во много раз меньших количеств этого препарата. Подобное наблюдалось и в опытах по влиянию пестицидов на яйценосность фазанов: одна самка при затравке тиофосом снесла столько же яиц, сколько несли контрольные, в то время как у всех других подопытных птиц количество яиц в кладке значительно уменьшалось.

Аналогичные факты известны и из литературы. В частности, Лилли (Lilly, 1940) кормил фазанов луговыми кобылками, обработанными мышьяковистыми препаратами. Все птицы погибли через несколько дней, но одна съела 5000 этих насекомых за 20 дней и не проявила признаков отравления.

Следовательно, резистентные формы будут возникать скорее в тех популяциях, которые состоят из большего количества особей, и это является третьей причиной, способствующей более быстрому темпу отбора у беспозвоночных. Чем больше особей в популяции, тем больше окажется экземпляров, обладающих индивидуальной устойчивостью к яду, и они-то дадут начало резистентным формам.

Все это, безусловно, изложено несколько схематично, а наши суждения и выводы носят предварительный характер. Устойчивость как процесс приспособления вырабатывается во всей популяции путем отбора форм, обладающих механизмами, способными обеспечить защиту от пестицидов. Однако действие этих веществ как фактора есте-

ственного отбора следует понимать более широко. Здесь имеет место не только выживание более сильных и стойких особей. Происходят изменения в структуре популяций (отмечены нарушения в соотношении количества самцов и самок, изменения характера поселений, вследствие большей чувствительности к ядам молодых животных, выживают более старые особи и т. п.). Устойчивые животные приобретают и другие свойства: в ряде случаев доказана их лучшая приспосабливаемость (большая общая устойчивость к неблагоприятным факторам среды, повышенная плодовитость и пр.). В таких случаях пестициды становятся полезным фактором селекции.

Наконец, возможен и другой путь эволюции. Это путь отбора форм, которые не контактируют с ядами. Популяции некоторых видов теплокровных, в частности птиц, при обработке полей и лесов мигрируют из таких мест и не возвращаются обратно. В эксперименте звери и птицы

не поедали корм, отравленный пестицидами.

Таким образом, человек, внося новые компоненты в окружающую среду, активно влияет на животный мир и в определенной степени направляет его эволюцию. В. А. Попов (1971, с. 16) указывает, что человек в настоящее время значительно ускоряет естественный отбор и, вместе с тем, «осуществляет искусственный отбор, независимо от воли человека приобретающий направленный характер». Автор считает, что наряду с другими деяниями человека важную роль в этом играет применение пестицидов и что изучение влияния таких веществ на ход эволюционного процесса очень важно.

Мы показали, что в условиях загрязнения естественной среды пестицидами теплокровные оказались в худшем положении, нежели более примитивные организмы, так как их популяции состоят из сравнительно небольшого количества особей, обладающих большей продол-

жительностью жизни и меньшими темпами размножения.

Риклефс (1979, с. 385) писал: «Популяции, состоящие из небольшого числа особей, с самого начала находятся в невыгодном положении по сравнению с более крупными популяциями, и вероятность их

гибели в результате тех или иных возмущений в среде выше».

Рассматриваемая нами проблема, несомненно, требует дальнейших специальных исследований, поскольку касается экологической оценки последствий применяемых химических средств борьбы с вредителями для полезных животных, в частности редких и исчезающих видов. Нам представляется возможным сделать следующие заключения:

1. Применяемые пестициды являются фактором естественного от-

бора для животных.

2. Отбор идет путем образования устойчивых к пестицидам форм.

3. Интенсивность возникновения резистентных форм в популяциях зависит от ряда причин: а) чувствительности к пестицидам (у более чувствительных к химическим препаратам популяций быстрее возникают устойчивые формы); б) репродуктивной способности (чем больше генераций имеет популяция в течение года, тем быстрее возникают устойчивые формы); в) количества особей (в популяциях, состоящих из большого числа особей, будет больше экземпляров с индивидуальной устойчивостью, которые образуют резистентные формы).

4. Изучение экологических последствий загрязнения естественной среды пестицидами и влияние этих препаратов на ход эволюционных процессов очень важно, особенно в наше время, когда многие синтезированные химические вещества стали постоянными компонентами био-

сферы.

Ван-Тиль Н. Защита растений и окружающая среда.— В кн.: Докл. на пленар. заседаниях VIII Междунар. конгр. по защите растений. М., 1975, Т. 1, с. 91.

Голованова Э. Н. О влиянии зооцида глифтора на птиц и вызываемых им явлениях вторичного отравления.— Бюл. ВНИИ защиты растений, 1970, вып. 2, с. 38—43.

Дербенева-Ухова В. П., Морозова В. Г., Малхазов Л. И., Быков В. И. и др. Результат применения препаратов ДДТ против комнатной мухи (Musca domestica L.) в условиях южного города.—В кн.: Медицинская паразитология, 1952, 1, с. 3—11. Джонсон Х. Е. Влияние загрязнения на виды и популяции рыб и птиц.— В кн.:

Всесторонний анализ окружающей природной среды: (Тр. Сов.-амер. симпоз.,

Тбилиси, 25—29 марта 1974 г.). Л. 1975, с. 166. Зеликман А. Л. Естественный отбор— определяющая сила органической эволюции.— В кн.: З. И. Берман, К. М. Завадский, А. Л. Зеликман и др. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967, 489 с.

Каменев Д. А. Анализ действия некоторых пестицидов на модельные группы домовых и желтогорлых мышей. -- Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, 1980, 85,

вып. 6, с. 24-29.

Левин В. Г., Давыдова П. С. Привыкание обыкновенной полевки к ротиндану.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1973, 212, с. 89—90. Новожилов К. В. Основные аспекты рационального использования пестицидов

в сельском хозяйстве.— В кн.: Докл. на пленар. заседаниях VIII междунар. конгр. по защите растений. М., 1975, Т. 1, с. 84—85.

Попов В. А. Антропогенные факторы эволюции млекопитающих. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отделение биологии, 1971, 2, с. 16.

Рашев З., Михайлов Г. Пестициди, природа, човек. — София: Наука и изкуство, 1972.— 62 c.

Риклефс Р. Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 385 с.

Федоренко А. П. Защитные реакции теплокровных животных на пестициды.-В кн.: Докл. на секциях VIII междунар. конгр. по защите растений. М., 1975, T. 2, c. 185—186.

Ш в а р ц С. С. Эволюционная экология животных.— Свердловск: Изд-во УФ АН СССР,

1969, c. 24.
Boyd C. E., Ferguson D. E. Susceptibility and resistance of mosquito fish to several insecticides.—J. Econ. Entomol., 1964, 57, N 4, p. 430—431.

veral insecticides.— J. Econ. Entomol., 1964, 57, N 4, p. 430—431.

Brooks J. R., Biwerman A. An analysis of the susceptibilities of several populations of Rattus norvegicus to warfarin.— J. Hyg., 1974, 73, p. 3.

Dahlgren R. B., Linder R. L. Effects of dieldrin in penned pheasants through the third generation.— J. Wildlife Manag., 1974, 38, N 2, p. 320—330.

Ferguson D. E. In less then 20 years Missisippi delta wildlife developing resistance to pesticides.— Agric. Chemicals, 1963, 18, N 9, p. 32—34.

Gill J. A., Verst B. J. Tolerances of two populations of ringnecked pheasants to DDT.— J. Wildlife Manag., 1970, 34, N 3, p. 630—636.

Jackson W. B., Kaukeinen D. Resistance of wild Norway rats in North Carolina

Jackson W. B., Kaukeinen D. Resistance of wild Norway rats in North Carolina

to warfarin rodenticide. - Science, 1972, 176, N 4041, p. 1343-1344.

Lilly J. H. The effects of arsenical grasshopper poisons upon pheasants.— Econ. Entomol., 1940, 33, p. 501—505.
Ozburn G. W., Morrison F. O. Development of a DDT-tolerant strain of laboratory

mice.- Nature, 1962, 196, N 4858, p. 3. Ratcliffe D. The peregrine situation in Great Britain, 1963—1964.—Bird study, 1965,

12, N 2, p. 23.

Renapurkar D. M. and oth. Tolerance in Bandicota bengalensis to warfarin.— Pesticides, 1973, 7, p. 9.

Webb R. E., Horsfall F. J. Endrin resistance in the pine mouse.— Science, 1967,

156, N 3783, p. 42-47.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР